

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

Mezidruhová agrese šoupálka dlouhoprstého (*Certhia familiaris*) a šoupálka krátkoprstého (*Certhia brachydactyla*)

Bakalářská práce

Anna Humlová

Školitel: RNDr. Petr Veselý, Ph.D.

České Budějovice 2014

Humlová, A. (2014): Mezidruhová agrese šoupálka dlouhoprstého (*Certhia familiaris*) a šoupálka krátkoprstého (*C. brachydactyla*). [Interspecific aggression of the common treecreeper (*Certhia familiaris*) and short-toed treecreeper (*Certhia brachydactyla*) – Bc. Thesis, in Czech.] – 31 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Interspecific aggression is well studied in birds but without unambiguous summarized results. I observed responses of the degree of con- and heterospecific aggression between European species of treecreepers, which are found in South Bohemia syntopically.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

Poděkování

Nejobřejší díky patří Petrovi za jeho trpělivost i v dobách, kdy jsem byla na pěst, za optimismus, kterej v kanclu vždy vyzařoval a za odbornou superpomoc! Dalšími, komu bych ráda poděkovala jsou: Beender za pomoc s polygonama, Isa, Lucie a Mára, kteří se mnou chodili na pivo, Zima s Kačenou, že mi celé roky dělali mentory a taky Káča za oboustrannou morální podporou a za bláznivý konzultace o konspiračních teoriích, jak se odevzdávání vyhnout.

OBSAH

1. ÚVOD

1. 1. Mezidruhová agrese u pěvců	1
1. 2. Charakteristika testovaných druhů	3
1. 2. 1. Teorie misidentifikace	4
1. 2. 2. Morfologie	4
1. 2. 3. Zpěv	5
1. 2. 4. Ekologické nároky	6
1. 2. 5. Mezidruhová agrese šoupálků	7
1. 3. Cíle	8

2. MATERIÁL A METODIKA

2. 1. Popis území	9
2. 1. 1. Biotopové složení	9
2. 1. 1. 1. Bor	9
2. 1. 1. 2. Hráz rybníka Černiš	9
2. 2. Definování teritorií	9
2. 3. Playbackové experimenty	10
2. 4. Statistická analýza	11

3. VÝSLEDKY

3. 1. Čas strávený ve vzdálenosti 0 m od atrapy	12
3. 2. Čas strávený v prostoru 5 x 5 m od atrapy	14
3. 3. Čas strávený mimo prostor 15 x 15 m od atrapy	15
3. 4. Počet přemístění se ze stromu na strom	16
3. 5. Počet zpěvů	17
3. 6. Počet vzrušených hlasů	18

4. DISKUZE

5. ZÁVĚRY

6. LITERATURA

7. PŘÍLOHY

7. 1. Studované druhy	28
7. 2. Rozšíření	29
7. 3. Teritoria	30
7. 4. Uspořádání experimentu	31

1. Úvod

1. 1. Mezidruhová agrese u pěvců

Kompetice je jeden ze základních typů interakcí v přírodě (Begon 1997). Nejčastěji se vyskytuje mezi jedinci v rámci druhu, ale existují i početné doklady mezidruhové interakce (Alatalo 1982). Pěvci jsou jednou ze skupin, kde je mezidruhová kompetice hojně studována (viz. Dhondt 2011). Kompetice je definována jako interakce při využívání společně dostupných vyčerpatelných zdrojů a má přímý vliv na fitness jedince (Wiens 1989). Mezidruhová agresivita je vlastně jednou z forem kompetice. Agresivita ale může nastat i v případech, že nedochází k direktivnímu omezování ve využití zdrojů. Tehdy jde ale o chybné vyhodnocení agresora (Murray 1971). Mezidruhová kompetice ústí ve dvě řešení. Buď je relativně rychle vyřešena segregací nik (Rhode 1980) nebo dochází ke vzniku teritoriality (Brown 1969).

Studie Scotta a Terborgha (1995) poukázala na běžný výskyt mezidruhové teritoriality s vlivem na výskyt jednotlivých druhů ptáků v Amazonii. Metodou heterospecifických playbackových experimentů ukázali, že z dvanácti párů druhů, jejichž teritoria na sebe navazovala, ale nepřekrývala se, deset z těchto dvojic vykazovalo známky mezidruhové agresivity, přičemž v osmi z těchto případů se jednalo o asymetrické interakce, kde jedinci těžšího (z hlediska hmotnosti) druhu konzistentně napadali zdroj hlasu, zatímco jedinci subtilnějších druhů nereagovali, případně se vzdálili. Stejným způsobem bylo dále testováno šest dvojic druhů s částečným překryvem teritorií a pět dvojic druhů s kompletně překrývajícími se teritorii. Mezidruhová agresivita u druhů s překrývajícími se teritorii (jak zcela tak částečně) byla pětkrát nižší – pouze dvě dvojice druhů z jedenácti vykazaly signifikantní známky agrese, přičemž v obou případech se jednalo o symetrickou interakci, kdy na zdroj hlasu útočili jedinci obou druhů. Z těchto výsledků autoři vyvozují, že rozložení ptačích druhů na prostorovém a habitatovém gradientu je často významně ovlivněno mezidruhovou agresivitou a teritorialitou, přičemž silnější (hmotnější) druhy zabírají lukrativnější habitáty na úkor druhů slabších. Autoři naznačují, že pozorovaný fenomén může být jedním z vysvětlení vysoké (zejména v rámci rodů) amazonské ptačí biodiverzity.

U pěnicovitých (rody *Sylvia* a *Phylloscopus*) studoval mezidruhovou teritorialitu Cody (1978) a potvrdil jí u pěnice slavíkové (*Sylvia borin*) a p. pokřovní (*S. curruca*). V oblastech mírného pásu si již Sherry (1979) všiml agresivních reakcí při studiu potravní

kompetice mezi tyranem (*Empidonax minimus*) a lesňáčkem lejskovitým (*Setophaga ruticilla*). Reed (1982) popisuje mezidruhovou agresivitu mezi pěnkavou obecnou (*Fringilla coelebs*) a sýkorou koňadrou (*Parus major*) ve Skotsku. Výsledky jeho práce prokazatelně ukazují, že populace těchto druhů žijících na pevnině reagují agresivně pouze konspecificky, zatímco populace žijící na ostrovech reagují i heterospecificky. Leisler (1988) zjistil mezidruhovou agresivitu mezi rákosníkem proužkovaným (*Acrocephalus schoenobaenus*) a rákosníkem ostřicovým (*Acrocephalus scirpaceus*), přičemž byla tato agrese asymetrická a vykazovala signifikantně silnější reakci ve prospěch r. proužkovaného. Slabší konspecifické reakce oproti heterospecifickým reakcím mezi pěnkavou kanárskou (*Fringilla teydea*) a p. obecnou (*F. coelebs*) prokázali překvapivě Slater a Catchpole (1990) a výsledek své práce interpretují jako důsledek habituace u p. kanárské.

Playbackové experimenty použil poprvé pro výzkum mezidruhové kompetice Catchpole (1978), kterými zkoumal teritorialitu mezi druhy rákosníků (*Acrocephalus sp.*). Zjistil, že pouze v sympatrii dochází k mezidruhovým interakcím. Moller (1992) pak zkoumal reakce různých pěvců na playbackovou nahrávku bělořita černého (*Oenanthe leucura*) a prokázal, že po puštění nahrávky bělořita se zvýšilo procento vokalizujících jedinců a domnívá se, že je to způsobeno buď mezidruhovou teritorialitou, nebo tím, že svým zpěvem dává bělořit najevo nepřítomnost predátora. Martin (2001) prokázal, že agresivněji se u koexistujících lesňáčků (*Vermivora celata* a *V. virginiae*) chová *V. celata*, přičemž šlo o kompetici o hnízdní teritoria. V diskusi autor uvádí, že může jít o případ misidentifikace (viz níže). Burdová ve své bakalářské práci (2004) předkládá závěry, že agresivita u pěnice hnědokřídle (*Sylvia communis*) a p. slavíkové (*S. borin*) je symetrická, zároveň také, že vnitrodruhová agresivita je vždy silnější než mezidruhová. V experimentu zaměřeném na zjištění vlivu učení a dlouhodobého zapamatování druhově specifických znaků na mezidruhové interakce dvou druhů rehků bylo zjištěno, že samci rehka domácího (*Phoenicurus ochruros*) reagují na nahrávky zpěvu rehka zahradního (*P. phoenicurus*) pouze v lokalitách, kde tyto dva druhy přicházejí do blízkého kontaktu, přičemž k fixaci této reakce dochází během prvního roku života, a samci si druhově specifické signály pamatují i následující rok po návratu ze zimoviště (Sedláček et al. 2006). Ve své magisterské práci uvádí Vik (2006), že vnitrodruhová agresivita pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) a p. pokřovní (*S. curruca*) převyšuje agresivitu vůči ostatním druhům pěnic. Zároveň zjistil, že ve vztahu mezi *S. atricapilla* a *S. curruca* byla reakce p. černohlavé silnější v lokalitě, kde

ptáci přicházeli do styku s testovaným druhem než ti z lokality, kde se testovaný druh nevyskytoval.

1. 2. Charakteristika testovaných druhů

Ve své bakalářské práci jsem testovala přítomnost mezidruhové agrese u dvou druhů šoupálků, šoupálka krátkoprstého (*Certhia brachydactyla*) a šoupálka dlouhoprstého (*Certhia familiaris*). Tyto druhy mají v České republice sympatrický výskyt.

Čeď šoupálkovitých zahrnuje podle nejnovějších studií 9 druhů (Tietze 2006), které jsou rozšířeny především v oblasti hor Orientu. Mezidruhové vztahy i definice druhů v posledních letech prodělaly v této čeledi významné změny. Harrap & Quinn (1996) ve své knize uvádí 6 druhů šoupálků rodu *Certhia* a jeden vyčleňující se druh rodu *Salpornis* (nezahrnuje například v roce 2002 Martensem vyčleněného *C. tianquanensis*, který byl dříve považován za poddruh *C. nipalensis*). Obsáhlou studii fylogeneze rodu *Certhia* provedl v roce 2006 Tietze. Jeho rozdělení je zatím nejplatnější a zahrnuje tedy 9 druhů šoupálků rodu *Certhia*: *C. familiaris*, *C. brachydactyla*, *C. nipalensis*, *C. tianquanensis*, *C. himalayana*, *C. discolor*, *C. americana*, *C. hodgsoni* a *C. manipurensis*. I v případě obou druhů vyskytujících se v Evropě nejsou vztahy a taxonomie stále úplně jasné.

Podle disertační práce Tietzeho (2007) předkládám následující souhrn poddruhů *C. familiaris* a *C. brachydactyla*, který zahrnuje taktéž jejich distribuci.

Existuje deset poddruhů *Certhia [familiaris] familiaris* s distribucí od Británie a Francie východně až po Pacifik (včetně Japonska), jižní hranice rozšíření vede přes Korsiku, Kavkaz, Ázerbajdžán, Tian Shan a končí v Číně pohořím Qin (příloha 3).

Další tři poddruhy jsou ve skupině *Certhia [familiaris] hodgsoni*, ty jsou rozmístěny v Himalájích a západní Číně až po Qinské pohoří.

Certhia [brachydactyla] brachydactyla se šesti poddruhy má rozšíření v západním palearktu včetně severozápadní Afriky a Kavkazu a jeho habitat se se š. dlouhoprstým široce překrývá (Harrap & Quinn 1996) (příloha 4).

Certhia [brachydactyla] americana s 15 poddruhy obývá území Severní a Střední Ameriky od Aljašky po Nikaraguu. Tradičně byl tento taxon považován za poddruh *C. familiaris* (Vaurie 1957), ale Tietze (2006) prokázal jeho blízkou příbuznost s *C. brachydactyla*.

Areály i genetická variabilita všech holarktických druhů šoupálek byly pravděpodobně do značné míry formovány pleistocenními glaciálními cykly a distribucí lesních habitatů v posledním postglaciálu, jak bylo prokázáno u několika jiných skupin pěvců (Birmingham 1992, Avise 1998, Lovette 2005). Speciace byla pravděpodobně nastartována díky zatlačení druhů vázaných na lesní habitaty do jižních refugií, kde díky genetickému driftu došlo k rozdělení populací do druhů. Po skončení glaciálů se tyto druhy opět setkaly a často nebyly dostatečně ekologicky nebo etologicky rozdílné, a proto u nich může docházet k různým interakcím.

1. 2. 1. Teorie misidentifikace

Jeden z možných důvodů pro mezidruhovou agresi šoupálek by vysvětlovala teorie misidentifikace. Jejím autorem je Murray (1971, 1981), který jí popisuje jako chybnou identifikaci jedince jiného druhu (podle vzhledu nebo podle zpěvu) a záměnu za jedince svého druhu, kterého se snaží vykompetovat z teritoria s omezeným množstvím společně užívaných zdrojů. Pravděpodobný výskyt tohoto jevu je u druhů, které jsou právě nedostatečně diferencované (Sorjonen 1987). Tuto hypotézu potvrzuje ve svých výsledcích Gil (1997). Naopak Becker (1982) tvrdí, že chybná identifikace by zvyšovala riziko hybridizace (protože je zpěv často využit jako mechanismus k izolaci druhů). K misidentifikaci dochází především u sesterských druhů, což ale není případ evropských šoupálek, neboť š. krátkoprstý má nejbližší příbuzné v Americe (*C. americana*), zatímco š. dlouhoprstý ve střední Asii (*C. hodgsoni*). Proto bychom mohli tuto teorii vyloučit. Naopak existují důkazy, že š. dlouhoprstý napadá hojně např. *C. f. tianschanica*, který má velmi podobný až téměř shodný zpěv (Tietze 2006). I tak jsou ovšem evropské šoupálky jednou ze skupin charakteristickou jen minimálními mezidruhovými rozdíly a to jak morfologickými, tak akustickými. Je tedy snadné si u nich záměnu představit.

1. 2. 2. Morfologie

Charakteristickým znakem všech druhů šoupálek je dlouhý zahnutý zobák, zbarvení imitující kůru stromu a dlouhé drápy, které slouží ke šplhání (Daunicht 1991). Rozeznat od sebe evropské druhy je možné pouze pečlivým zhodnocením určitých znaků (příloha 1 a příloha 2). Prvním znakem jsou pruhy na čele, které jsou výraznější a kontrastnější u š. dlouhoprstého. Stejně tak obočí, které sahá u š. dlouhoprstého od zobáku po oko a je výraznější a širší než u š. krátkoprstého. Dalším výrazným znakem je relativně krátký zobák

a relativně dlouhý dráp u š. dlouhoprstého. Šoupálek krátkoprstý má opačný poměr, tedy dlouhý zobák a krátký dráp (Hirschfield 1985). Znak, který není tak dobře rozpoznatelný, nicméně je pořád relativně jistý, je zbarvení břicha. Čistě bílé až bělavé břicho má š. dlouhoprstý, oproti tomu š. krátkoprstý má břicho šedavé až rezavé ve velkém kontrastu s krkem, který je bílé barvy (Mead 1976). Dále je možné od sebe šoupálky odlišit pomocí detailů ve zbarvení křídla. Například na největším peru aluly š. dlouhoprstého je obvykle přítomna pouze bílá skvrna na špici pera, kdežto u š. krátkoprstého je na tomto peru bílý celý lem (Harrap & Quinn 1996).

1. 2. 3. Zpěv

Analýzou zpěvu šoupálků se mimo jiné detailně zabýval ve své disertační práci Tietze (2007). Fylogenetické vztahy šoupálků korelují s rozdíly v jejich akustickém projevu. I přes to jsou si jednotlivé slabiky (tedy jednotky komplexního zpěvu oddělené pauzami) velmi podobné (Tietze 2007), a proto je zde předpokládána možnost chybné identifikace. Samci každého z druhů používají stejnou nebo velmi podobnou verzi zpěvu a to i navzdory tomu, že je rod *Certhia* distribuován v mnoha areálech (Martens 2002). Oba dva druhy našich šoupálků zpívají celý rok, intenzivněji však v zimě a na jaře. Zpěv samce š. dlouhoprstého je dlouhý (Osiejuk 2003), vysoký a tenký a celá fráze trvá přibližně 3 s. Začátek zpěvu je uveden vibrátem, získává na síle a hlasitosti a končí sykavým hvizdem. Celý zpěv obsahuje 2 – 3 *srrih* části, 3 – 7 tenkých cvrlikání (*tsi-tsi-tsi*), 5 - 14 krátkých rychlých sykavek (*si*) a končí dlouhým *tsí* (*tsí-tsí-tsi-tsi-tsi-si-si-si-si-sisisisi-tsí*). Š. dlouhoprstý používá velmi tichý, tenký a vysoký kontaktní zpěv (*sit* nebo *tsit*). Volání je ostré, pronikavé a charakteristicky důrazné (*srrí* nebo *tsí*) s výrazným vibrátem, často v opakujících se sériích (*tsrrí-tsrrí-tsrrí-tsrrí*). Takové volání používá jako potkávací hlas, ale také jako prostředek pro upoutání pozornosti samice. Zpěv š. krátkoprstého je hlasitá, jasná a pisklavá stereotypní fráze, která trvá přibližně 1,1 – 1,5 s a kulminuje v pisklavý hvizd na konci. Obsahuje 4 – 9 rovnoměrně rozložených rytmických slabik, které začínají slabikou *tyt* a končí delším *tsrí* (*tít-tít-títeroítit*). Vzrušené volání je pronikavé, čisté, explozivní *tyt* a je zpíváno jednotlivě ve zřetelně oddělených intervalech v rychlých sériích. Toto volání š. krátkoprstý používá jako poplach nebo agresivní potkávací zvuk (Bruun 1986).

V centrální Evropě, kde se šoupálci vyskytují sympatricky, š. dlouhoprstý občas napodobuje zpěv š. krátkoprstého. Tuto schopnost zkoumal Thielcke (1972) a zjistil, že š.

dlouhoprstý imituje buď celý zpěv, nebo jeho části. Obecně se předpokládalo, že napodobitelem je pouze š. dlouhoprstý, nicméně je možné, že š. krátkoprstý napodobuje též, a to zejména na okraji svého teritoria. Imitace bývají bezchybné, š. dlouhoprstý je lepší napodobitel, ale jenom někteří jedinci jsou schopni se naučit všechny typy zpěvů/volání š. krátkoprstého (Fleming 1984). Naproti tomu existují důkazy, že se šoupálci v případě sympatrického výskytu snaží do svého repertoáru zahrnout specifické prvky, které jejich zpěv bezpečně odlišují od druhého druhu (Thielcke 1986).

Existují i varianty zpěvů podle geografického rozšíření šoupálek (Thielcke 1985), což je u pěvců poměrně běžný jev (Baker 1985). Šoupálek dlouhoprstý má výrazně jiné dialekty ve Skandinávii a na Korsice. Šoupálek krátkoprstý má mnohem jemnější nuance v dialektu zpěvu, které jsou znatelné pouze ze sonogramů (s. Afrika, Kypř).

1. 2. 4. Ekologické nároky

Habitat, který každý z druhů obývá, se liší podle toho, zda se oba druhy setkávají. Ve Velké Británii, Japonsku nebo Rusku, kde se š. dlouhoprstý vyskytuje alopatricky, zaujímá obrovskou škálu různých biotopů (listnaté lesy, smíšené lesy, méně často lesy jehličnaté, zalesněné zemědělské oblasti, parky, sady a v některých případech i zahrady a urbanizované oblasti - Harrap & Quinn 1996). Opačná situace je ve Francii, kde se v alopatrii vyskytuje š. krátkoprstý také v bohatém spektru biotopů od borovicových lesů po olivové plantáže (Laurent 1987). Na jihu Španělska preferují otevřené lesy s korkovým dubem a pinií s křovinatým podrostem a háje divokých oliv. V severní Africe se nachází dokonce v horských borovicových, cedrových, jalovcových a dubových lesích (Harrap & Quinn 1996).

V oblastech jižní Evropy, kde žijí šoupálci sympatricky, například ve Španělsku, žije š. dlouhoprstý v horských oblastech a obývá jehličnaté lesy, kdežto š. krátkoprstý žije spíše v nižších polohách na vzrostlých listnatých stromech (Anon 1993). V západní a centrální Evropě (zvláště pak v místech syntopického výskytu) obývá š. dlouhoprstý bukové a jehličnaté lesy (konkrétně s převážným výskytem smrku a jedle, méně často lesy s převahou borovice). Často preferuje vyšší nadmořské výšky, v Pyrenejích se pohybuje ve výškách nad 1370 m. n. m., v Itálii v provincii Abruzzo nad 1160 m. n. m., ve Švýcarsku do 2230 m, v Rakousku do 1800 m a taktéž na Korsice. Na Kavkaze, v Turecku a v Íránu preferuje

polohy do 3000 m. n. m, na Altaji do 1500 m, což v podstatě vždy odpovídá horní hranici lesa (Harrap & Quinn 1996).

Šoupálek krátkoprstý preferuje v sympatrickém výskytu okraje smíšených a listnatých lesů, primárně doubravy, ale také bory – zejména na jihu, dále poříční vrbové a topolové lesy, také sady a parky, obvykle s bohatým podrostem, zalesněné zemědělské oblasti a zřídka osídlené areály. Celkově vyhledávají stromy s hrubou kůrou a dutinami, kde také obvykle hnízdí. V Evropě najdeme š. krátkoprstého výhradně v nížinách, ale v Německu, SV Francii, jižním Švýcarsku, Rakousku a Bulharsku žije i ve vyšších polohách (max. do 1800 m. n. m.).

1. 2. 5. Mezidruhová agrese šoupálků

První experimenty studující mezidruhovou agresi evropských šoupálků provedl Thieckle (1962). Zjistil, že při dráždění š. dlouhoprstého nahrávkou š. amerického š. dlouhoprstý nereaguje, a vyvodil z toho tedy, že š. dlouhoprstý umí zpěv š. amerického odlišit od zpěvu svého druhu. Tietze (2007) otestoval reakce německých a českých š. dlouhoprstých na nahrávky různých poddruhů a příbuzných druhů š. dlouhoprstého i š. krátkoprstého. Zjistil, že reakce š. dlouhoprstého na nahrávky ostatních druhů šoupálků byly méně intenzivní než reakce na kontrolu (středoevropský poddruh š. dlouhoprstého *C. f. macrodactyla*). Významný rozdíl byl patrný pouze v reakci na zpěv poddruhu š. dlouhoprstého *C. f. tianschanica* (viz výše). Reakce testovaného druhu na severoafrický poddruh š. krátkoprstého *C. b. mauritanica* (jediný testovaný taxon v rámci š. krátkoprstého) byla také velmi slabá.

Kompetici šoupálků v sympatrii a alopatrii zkoumal ve Španělsku Gil (1997). Oblast, kde žijí oba druhy v sympatrii se nacházela v nadmořské výšce mezi 1400 – 1650 m, oblast, kde žijí alopatricky byla v průměrné nadmořské výšce 900 m. Gil pokusoval 9 jedinců v alopatrii a 10 jedinců v sympatrii. K playbackovému experimentu použil nahrávky ptáků z Francie, které upravil do smyčky o šesti zpěvech za minutu. Každý experiment započal uprostřed teritoria samce ve chvíli, kdy pták zazpíval. Teritoria Gil zmapoval v květnu 1993 a každého jedince si pro pozdější identifikaci označil. Nahrávka byla puštěna 40 m od testovaného jedince po dobu tří minut, během nichž Gil zaznamenával následující reakce: počet zpěvů, počet varovných volání, počet vzrušených volání, počet agresivních volání, čas strávený do vzdálenosti 10 m od nahrávky a počet přemístění se v té samé vzdálenosti. Poté

následoval tzv. post-test, kdy byla nahrávka vypnuta, a Gil zaznamenával stejné reakce bez stimulu po další tři minuty. Výsledky experimentu ukázaly, že š. krátkoprstý je agresivnější vůči zpěvu š. dlouhoprstého v sympatrii než v alopatrii. Nicméně tato zvýšená agrese vyšla Gilovi výrazně slabší ve srovnání s agresivitou vnitrodruhovou. Harrap & Quinn (1996) ve své knize uvádí, že š. dlouhoprstý je vůči š. krátkoprstému agresivnější, a zároveň i to, že š. krátkoprstý není agresivní ani vnitrodruhově.

1. 3. Cíle

Celkově můžeme shrnout, že důvodů pro mezidruhovou agresi mezi š. dlouhoprstým a š. krátkoprstým je mnoho, ať už je to podobnost obou druhů (morfologická i akustická) nebo podobnost jejich ekologických nároků. Nicméně experimentální důkazy pro jejich mezidruhovou agresi jsou zatím poměrně kusé a nepřinášejí jednotné výsledky.

Cílem mé studie bylo otestovat míru agrese (kon- i heterospecifickou) obou druhů šoupálků vyskytujících se syntopicky v oblasti smíšených lesů v okolí Českých Budějovic.

2. Materiál a metodika

2. 1. Popis území

Studie probíhala v části lesa Bor (mezi body 48°59'5.49"S; 14°24'41.48"V a 48°58'46.82"S; 14°26'7.86"V) při západním okraji Českých Budějovic o výměře ca. 80 ha a na hrázi rybníka Černiš (49° 0'17.97"S, 14°26'0.52"V). Zkoumaná území leží v nadmořské výšce 382 – 425 m.

2. 1. 1. Biotopové složení

2. 1. 1. 1. Bor

Ve zkoumané části polesí Bor jsou hlavní složkou lesa vzrostlé listnaté i jehličnaté stromy, zejména pak dub, smrk, borovice, buk, bříza a topol. Mezi nimi se nepravidelně nacházejí mýtiny s keřovitým patrem. Zhruba uprostřed lesa je umělá vodní nádrž (1,8 ha) od níž vede malá stružka.

2. 1. 1. 2. Hráz rybníka Černiš

Hráz podél rybníka Černiš má charakter aleje. Podél břehů rostou staré duby a břízy a v okolí se nacházejí slatiništní louky s rozsáhlými olšinami. I zde se v menší míře objevují jehličnaté stromy, především modřín, borovice a smrk.

2. 2. Definování teritorií

V průběhu zimní a hnízdní sezóny 2012/2013 a 2013/2014 jsem zmapovala populace šoupálek ve zmíněných lokalitách. V místě, kde jsem zaslechla zpěv jednoho či druhého ze studovaných druhů šoupálek, jsem zaznamenala polohu. Pokud samec spontánně nezpíval (šoupálci mají relativně slabou intenzitu zpěvní aktivity), přistoupila jsem k dráždění hlasovou nahrávkou, kterou jsem prováděla ve sledovaném území každých 50 m. Pokud na ni některý druh šoupálka reagoval, opět jsem uložila jeho polohu. Teritorium jsem poté určila pomocí metody minimálního konvexního polygonu (v programu QGIS 2.2) (příloha 5, 6 a 7).

Zároveň jsem prováděla barevné značení dospělých samců, abych mohla později sledovat konkrétní jedince. Ptáky jsem chytala do japonských nárazových sítí a pro vydráždění samce jsem použila přehrání zpěvu z reproduktoru. Každý z ptáků byl označen

hliníkovým kroužkem kroužkovací stanice Národního muzea v Praze, kombinací barevných umělohmotných kroužků na druhé noze a barevnými fixy na olejové bázi (ALTECO paint marker) jsem jim obarvila ocasní pera a obočí.

2. 3. Playbackové experimenty

Playbackové experimenty byly prováděny během hnízdní sezóny od března do konce dubna v letech 2013 a 2014. V tomto období by u obou druhů šoupálek mělo docházet k vytváření hnízdních párů a kopulaci (Šťastný & Hudec 2006). Pro porovnání agrese šoupálek jsem vybrala metodu playbackových experimentů (Catchpole 1978). Před samotnými pokusy jsem pořídila v českobudějovickém parku Stromovka nahrávky všech testovaných druhů na nahrávacím zařízení Marantz PMD661 s použitím směrového mikrofonu SENNHEISER. Nahrávky jsem zpracovala v programu GoldWave Inc. vyčistila od šumu a upravila je do potřebně dlouhé smyčky. Takto nahraní jedinci obou druhů šoupálek sice patří pravděpodobně do stejné populace, nicméně je nepravděpodobné, že by je testovaní jedinci přímo individuálně znali (lokality jsou vzdálené 2,4 km).

Jako stimuly jsem použila nahrávky š. krátkoprstého, š. dlouhoprstého, brhlíka lesního (*Sitta europaea*) – konkurent s obdobnými ekologickými nároky a červenky obecné (*Erithacus rubecula*) – kontrola; a modely výše zmíněných ptáků vyrobené z moduritu a natřené temperami v odpovídajících barevných odstínech.

Experimenty probíhaly vždy v dopoledních hodinách (od 7 hodin) za příznivého počasí. Přibližně do středu teritoria jsem na kmen stromu do výšky 2 m připevnila náhodně vybranou atrapu, pod ní jsem na zem položila reproduktor Emgeton iXSOUND4 s nahrávkou (příloha 8). Jednotlivé nahrávky jsem pouštěla vždy v náhodném pořadí po dobu 15 minut a mezi jednotlivými pokusy dodržovala hodinovou pauzu, aby se testovaný pták uklidnil. Během experimentu jsem zaznamenávala na diktafon SONY ICD-SX750 tyto údaje: vzdálenost a výšku od atrapy, přesuny mezi stromy a vokalizační projev – tj. zpěv a vzrušené volání – byly zaznamenávány na nahrávací zařízení (viz výše).

Celkem jsem provedla 8 experimentů, čtyři se š. krátkoprstým a čtyři se š. dlouhoprstým.

2. 4. Statistická analýza

Pro statistickou analýzu, jsem pro každý experiment vypočítala následující data

1. čas strávený ve vzdálenosti 0 m od atrapy
2. čas strávený v prostoru 5 x 5 m od atrapy
3. čas strávený v prostoru větším než 15 x 15 m od atrapy a čas strávený v neznámém prostoru (mimo můj záznam)
4. počet přemístění se ze stromu na strom
5. počet zpěvů
6. počet varovných volání

Každá z těchto proměnných měla distribuci dat odlišnou od gaussovské (Kolmogorov-Smirnov test). Pro zhodnocení efektu interakce kategoriálních proměnných druh testovaného šoupálka a typ prezentovaného stimulu jsem proto použila neparametrickou Kruskal-Wallisovu analýzu variance. Pro definování rozdílů mezi jednotlivými hladinami obou kategoriálních proměnných jsem použila neparametrický Wilcoxonův matched pairs test. Nicméně protože během této analýzy bylo provedeno 28 testů, provedla jsem Bonferroniho korekci, která hladinu průkaznosti snížila ze standardní 0,05 na 0,0018. Všechny analýzy jsem provedla a grafy vytvořila v programu Statistica 12 (StaSoft, Inc. 2013).

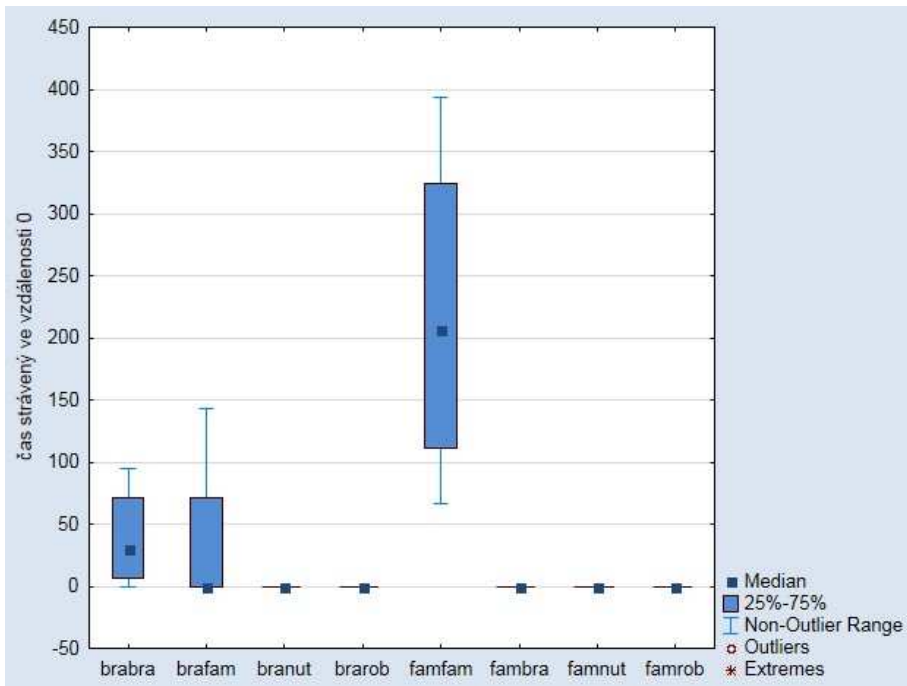
3. Výsledky

3. 1. Čas strávený ve vzdálenosti 0 m od atrapy

Interakce faktorů druh šoupálka a typ prezentované atrapy průkazně ovlivňuje čas strávený testovanými jedinci ve vzdálenosti 0 m od atrapy (Kruskal Wallis ANOVA, $H = 203,8$; $DF = 7$; $p = 0,0012$). Nicméně výsledky post hoc Wilcoxonova testu neukázaly žádné průkazné rozdíly mezi jednotlivými kombinacemi: druh šoupálka x typ atrapy (Tab. 1). Nicméně obrázek 1 naznačuje, že nejvíce času ve vzdálenosti 0 strávil š. dlouhoprstý při reakci na š. dlouhoprstého.

Tab. 1: Porovnání času stráveného ve vzdálenosti 0 v jednotlivých experimentech definovaných druhem testovaného šoupálka (první řádek a sloupec: bra - š. krátkoprstý, fam - š. dlouhoprstý) a typem prezentovaného stimulu (druhý řádek a sloupec: nut - brhlík lesní, fam - š. dlouhoprstý, rob - červenka obecná, bra - š. krátkoprstý). Wilcoxonův matched pairs test, Z hodnoty v modré části tabulky, p hodnoty v zelené části tabulky. Porovnání, která naznačují rozdíly, jsou vyznačeny žlutě.

		bra			fam				
		nut	fam	rob	bra	nut	fam	rob	bra
bra	nut		1,000	1,000	0,109	1,000	0,068	1,000	1,000
	fam	0,000		1,000	1,000	1,000	0,068	1,000	1,000
	rob	0,000	0,000		0,109	1,000	0,068	1,000	1,000
fam	bra	1,604	0,000	1,604		0,109	0,144	0,109	0,109
	nut	0,000	0,000	0,000	1,604		0,068	1,000	1,000
	fam	1,826	1,826	1,826	1,461	1,826		0,068	0,068
	rob	0,000	0,000	0,000	1,604	0,000	1,826		1,000
	bra	0,000	0,000	0,000	1,604	0,000	1,826	0,000	



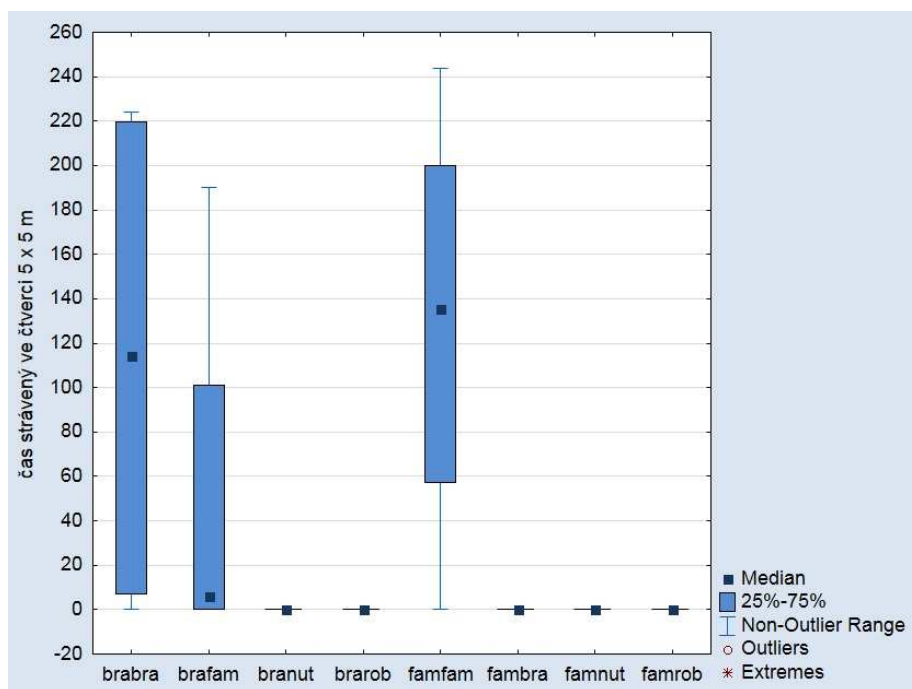
Obr. 1: Čas strávený ve vzdálenosti 0 m od atrapy. Typy experimentů (osa x): brabra – reakce š. krátkoprstého na stimul š. krátkoprstého, brafam - reakce š. krátkoprstého na stimul š. dlouhoprstého, branut - reakce š. krátkoprstého na stimul brhlíka lesního, brarob - reakce š. krátkoprstého na stimul červenky obecné, famfam - reakce š. dlouhoprstého na stimul š. dlouhoprstého, fambra - reakce š. dlouhoprstého na stimul š. krátkoprstého, famnut - reakce š. dlouhoprstého na stimul brhlíka lesního, famrob - reakce š. dlouhoprstého na stimul červenky obecné.

3. 2. Čas strávený v prostoru 5 x 5 m od atrapy

Interakce faktorů druh šoupálka a typ prezentované atrapy průkazně ovlivňuje čas strávený testovanými jedinci v prostoru 5 x 5 m od atrapy (Kruskal Wallis ANOVA, $H = 18,140$; $DF = 7$; $p = 0,0114$). Nicméně výsledky post hoc Wilcoxonova testu neukázaly žádné průkazné rozdíly mezi jednotlivými kombinacemi: druh šoupálka x typ atrapy (Tab. 2). Avšak obrázek 2 naznačuje, že nejvíce času v prostoru 5 x 5 m strávil š. dlouhoprstý při reakci na š. dlouhoprstého a š. krátkoprstý při reakci na š. krátkoprstého.

Tab. 2: Porovnání času stráveného v prostoru 5 x 5 m od atrapy v jednotlivých experimentech definovaných druhem testovaného šoupálka a typem prezentovaného stimulu - Wilcoxon matched pair test (popis viz Tab 1).

		bra			fam				
		nut	fam	rob	bra	nut	fam	rob	bra
bra	nut		0,180	1,000	0,109	1,000	0,068	1,000	1,000
	fam	1,342		0,180	0,109	0,180	0,068	0,180	0,180
	rob	0,000	1,342		0,109	1,000	0,068	1,000	1,000
fam	bra	1,604	1,604	1,604		0,109	0,273	0,109	0,109
	nut	0,000	1,342	0,000	1,604		0,068	1,000	1,000
	fam	1,826	1,826	1,826	1,095	1,826		0,068	0,068
	rob	0,000	1,342	0,000	1,604	0,000	1,826		1,000
	bra	0,000	1,342	0,000	1,604	0,000	1,826	0,000	



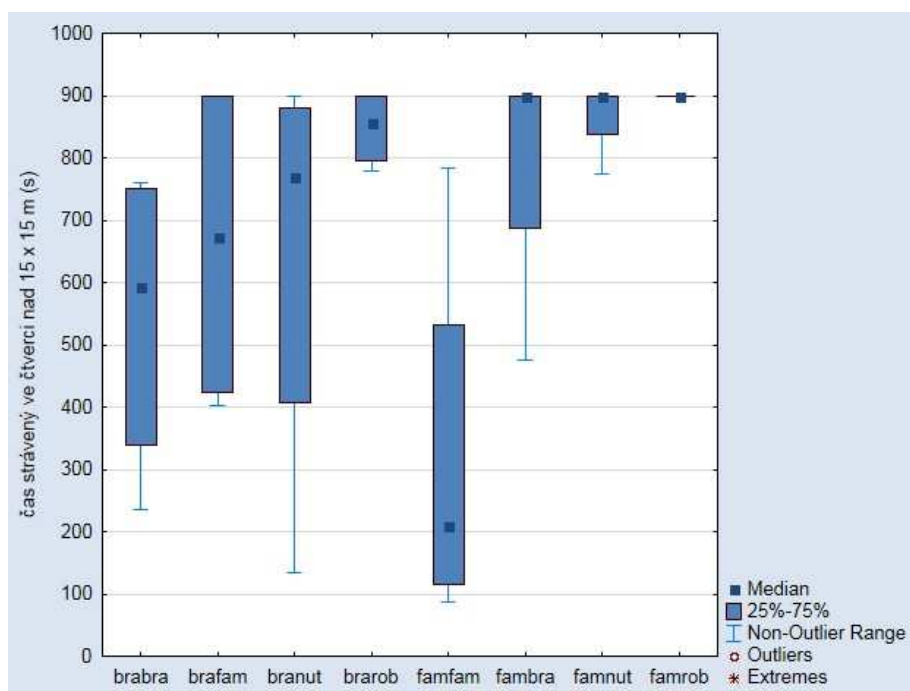
Obr. 2: Čas strávený v prostoru 5 x 5 m od atrapy (popis viz Obr. 1).

3. 3. Čas strávený v prostoru větším než 15 x 15 m od atrapy a čas strávený v neznámém prostoru

Interakce faktorů druh šoupálka a typ prezentované atrapy průkazně ovlivňuje čas strávený testovanými jedinci v prostoru 15 x 15 m od atrapy a čas strávený v neznámém prostoru (Kruskal Wallis ANOVA, $H = 16,133$; $DF = 7$; $p = 0,0239$). Nicméně výsledky post hoc Wilcoxonova testu neukázaly žádné průkazné rozdíly mezi jednotlivými kombinacemi: druh šoupálka x typ atrapy (Tab. 3). Avšak obrázek 3 naznačuje, že nejméně času v prostoru 15 x 15 m a v neznámém prostoru strávil š. dlouhoprstý při reakci na š. dlouhoprstého.

Tab. 3: Porovnání času stráveného v prostoru nad 15 x 15 m od atrapy a času stráveného v neznámém prostoru v jednotlivých experimentech definovaných druhem testovaného šoupálka a typem prezentovaného stimulu - Wilcoxon matched pair test (popis viz Tab. 1).

		bra			fam				
		nut	fam	rob	bra	nut	fam	rob	bra
bra	nut		0,285	0,285	0,465	0,109	0,465	0,109	0,465
	fam	1,069		0,180	0,715	0,285	0,285	0,180	0,273
	rob	1,069	1,342		0,068	0,655	0,144	0,180	1,000
fam	bra	0,730	0,365	1,826		0,068	0,144	0,068	0,273
	nut	1,604	1,069	0,447	1,826		0,144	1,000	0,655
	fam	0,730	1,069	1,461	1,461	1,461		0,068	0,068
	rob	0,604	1,342	1,342	1,826	0,000	1,826		1,000
	bra	0,730	1,096	0,000	1,100	0,447	1,826	0,000	



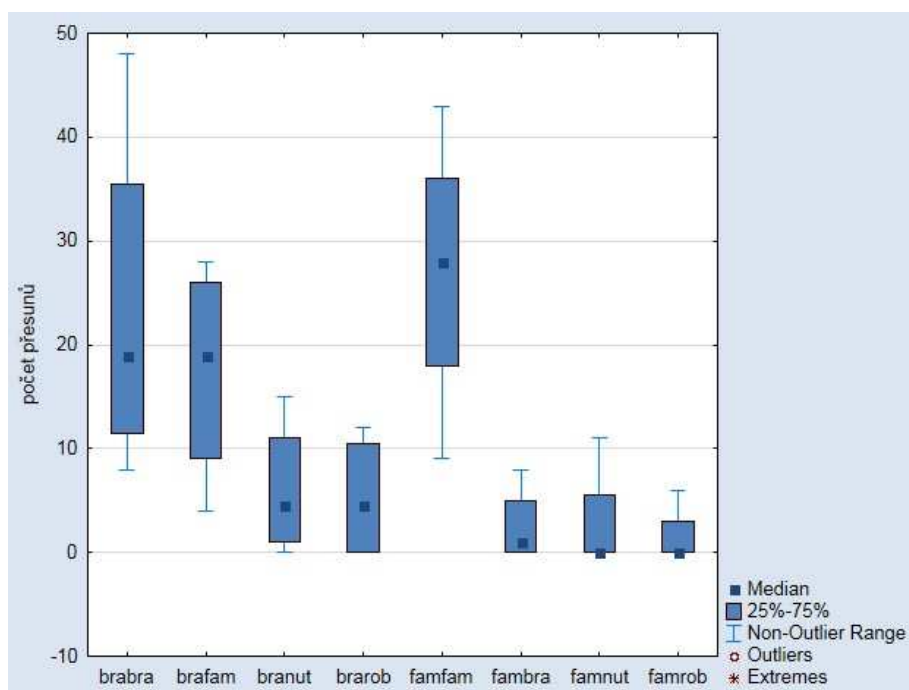
Obr. 3: Čas strávený v prostoru nad 15 x 15 m a čas strávený v neznámém prostoru (popis viz Obr. 1).

3. 4. Počet přemístění se ze stromu na strom

Interakce faktorů druh šoupálka a typ prezentované atrapy průkazně ovlivňuje počet přemístění se ze stromu na strom (Kruskal Wallis ANOVA, $H = 18,636$; $DF = 7$; $p = 0,0094$). Nicméně výsledky post hoc Wilcoxonova testu neukázaly žádné průkazné rozdíly mezi jednotlivými kombinacemi: druh šoupálka x typ atrapy (Tab. 4). Avšak obrázek 4 naznačuje, že největší počet přemístění vykázal š. dlouhoprstý při reakci na š. dlouhoprstého, ale i š. krátkoprstý při reakci na š. krátkoprstého i na š. dlouhoprstého (tyto jsou si rovny) vykazuje relativně velký počet přemístění.

Tab. 4: Porovnání počtu přemístění se ze stromu na strom v jednotlivých experimentech definovaných druhem testovaného šoupálka a typem prezentovaného stimulu - Wilcoxon matched pair test (popis viz Tab. 1).

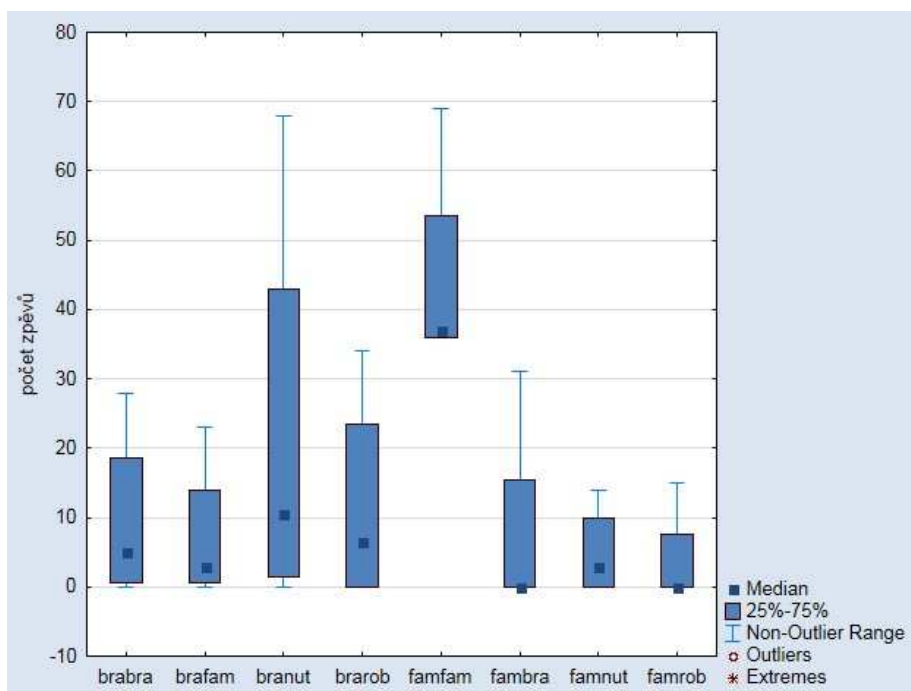
		bra			fam				
		nut	fam	rob	bra	nut	fam	rob	bra
bra	nut		0,273	0,789	0,144	0,109	0,144	0,109	0,465
	fam	1,096		0,144	0,465	0,144	0,068	0,144	0,068
	rob	0,267	1,461		0,144	0,180	0,144	0,180	0,285
	bra	1,461	0,730	1,461		0,144	0,465	0,068	0,068
fam	nut	1,604	1,461	1,342	1,461		0,144	1,000	0,655
	fam	1,461	1,826	1,461	0,730	1,461		0,068	0,068
	rob	1,604	1,461	1,342	1,826	0,000	1,826		0,655
	bra	0,730	1,826	1,069	1,826	0,447	1,826	0,447	



Obr. 4: Počet přemístění se ze stromu na strom (popis viz Obr. 1).

3. 5. Počet zpěvů

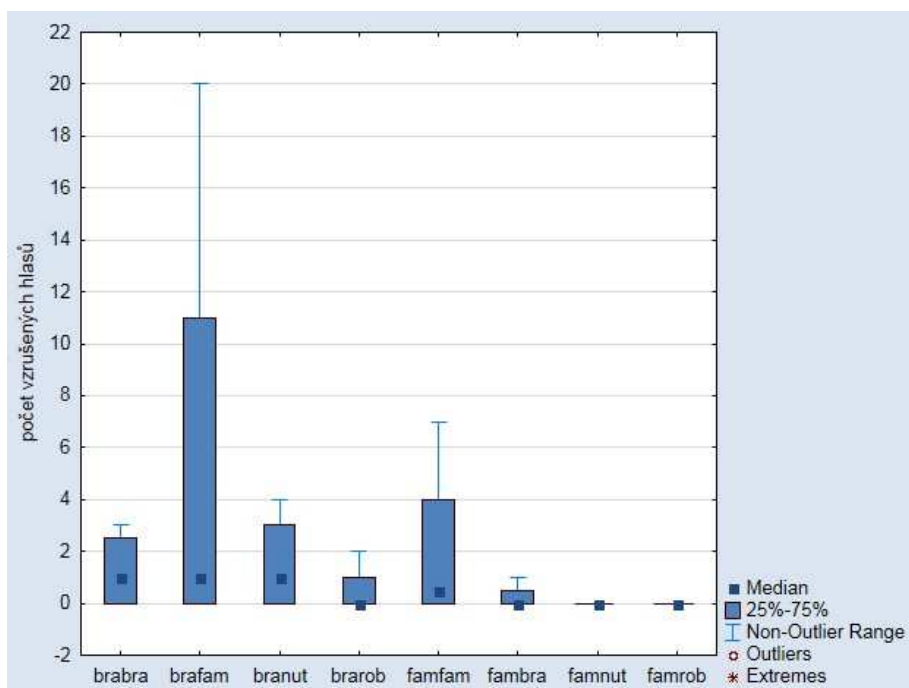
Interakce faktorů druh šoupálka a typ prezentované atrapy neovlivňuje průkazně počet zpěvů vydaných testovaným šoupálkem během experimentu (Kruskal Wallis ANOVA, $H = 12,261$; $DF = 7$; $p = 0,0923$). Obrázek 5 nicméně naznačuje, že š. dlouhoprstý v reakci na š. dlouhoprstého zpívá nejvíc.



Obr. 5: Počet zpěvů (popis viz Obr. 1).

3. 6. Počet vzrušených hlasů

Interakce faktorů druh šoupálka a typ prezentované atrapy neovlivňuje počet vzrušených hlasů vydaných testovaným šoupálkem během pokusu (Kruskal Wallis ANOVA, $H = 6,750$; $DF = 7$; $p = 0,4554$). Obrázek 6 ukazuje, že během všech typů experimentů vydávali šoupálci stejně a poměrně málo varovných hlasů.



Obr. 6: Počet vzrušených hlasů (popis viz Obr. 1).

4. Diskuze

Nalezla jsem rozdíly v intenzitě reakcí obou druhů šoupálků. Š. dlouhoprstý vykazuje silnou reakci na vnitrodruhový podnět, často se přibližuje do nulové vzdálenosti, a tráví obecně hodně času v blízkosti stimulu (naopak málo času tráví daleko od vnitrodruhového stimulu). Často se také přesouvá ze stromu na strom, což je dalším projevem vzrušení, často zpívá, nicméně poměrně málo vydává vzrušené trylkové volání. Reakce š. dlouhoprstého na š. krátkoprstého je ve všech parametrech obdobná jako reakce na oba kontrolní stimuly a je tedy minimální.

Šoupálek krátkoprstý naopak do nulové vzdálenosti prakticky nechodí, a to ani když je prezentován vnitrodruhový stimul. Poměrně hodně času ale tráví v blízkém okolí vnitrodruhového stimulu (stejně množství času jako š. dlouhoprstý na š. dlouhoprstého). Ale i takto testovaní ptáci strávili poměrně hodně času ve velké vzdálenosti, a to v případě všech testovaných stimulů (klesající od š. krátkoprstého přes š. dlouhoprstého a brhlíka lesního po červenku obecnou). Zajímavý je výsledek analýzy počtu přesunů, kde se neliší reakce š. krátkoprstého na š. krátkoprstého od š. krátkoprstého na š. dlouhoprstého. Šoupálci krátkoprstí tedy projevují v tomto ohledu podobné vzrušení a zájem na kon- i heterospecifický stimul (obojí vyšší než v případě obou kontrolních stimulů). Š. krátkoprstý na žádný stimul příliš nezpíval, ani nevydával vzrušené trylkové volání.

Z těchto výsledků mohu vyvodit, že š. dlouhoprstý, který má v podmínkách ČR poměrně širokou ekologickou niku (Šťastný & Hudec 2006), je ochoten přítomnost š. krátkoprstého ve svém teritoriu tolerovat. Naopak š. krátkoprstý s úzkou nikou (Nour 1997) je nucen š. dlouhoprstého ze svého teritoria vypudit, aby mu nekonkuroval o potravu (Simmons 1951), a proto se chová stejně agresivně vůči š. dlouhoprstému jako vůči vnitrodruhovému stimulu. Nicméně oba tyto projevy agrese jsou poměrně slabé (celkově slabší než reakce š. dlouhoprstého na vnitrodruhový stimul). To může vyústit v překryv teritorií, jaký jsem byla schopná doložit např. z hráze Černiše (příloha 7).

Alternativním vysvětlením by mohla být platnost teorie o neschopnosti identifikovat příslušníka jiného druhu (Murray 1996). Ta předpokládá, že jedinec jednoho druhu špatně identifikuje jedince druhého druhu a snaží se ho jakožto konkurenta vykompetovat z teritoria s omezeným množstvím společně využívaných zdrojů. Tato teorie je ale často vyvracena. Např. Becker (1982) tvrdí, že chybné identifikace by vedly ke zvýšení pravděpodobnosti

hybridizace, protože zpěv často slouží jako funkce izolace druhů. Becker (1982) zároveň ale nebere v úvahu možnost, že z důvodu separace druhů v prostoru (např. vikariance v mediteránních glaciálních refugích – Bermingham 1992) nemusela proběhnout vokalizační selekce. Š. krátkoprstý reaguje na š. krátkoprstého i š. dlouhoprstého do značné míry obdobně, může tedy docházet k chybné identifikaci druhu. Mají obdobné zbarvení a velikost a rozlišit je není jednoduché. Existuje jen několik velmi detailních morfologických znaků, kterými je rozlišit lze (např. rozlišnost ve velikosti zobáku a drápu, velikosti a kontrastu obočí, znaky na největším peru aluly, atd.). Protože i vokalizační projev obou druhů je podobný a š. dlouhoprstý je navíc schopen imitace zpěvu š. krátkoprstého (Fleming 1984), mohou se zaměňovat také akusticky. Nicméně, ve studované populaci jsem čistě pozorováním nezaznamenala výskyt imitujících š. dlouhoprstých (ani š. krátkoprstých). Zajímavé ale je, že pokud dochází k misidentifikaci, je tato záměna asymetrická. Šoupálek dlouhoprstý totiž bezpečně rozlišuje mezi š. krátkoprstým a š. dlouhoprstým. To by naznačovalo, že imitující druh je opravdu š. dlouhoprstý. Identifikaci případných imitačních prvků ve zpěvu š. dlouhoprstého jsem neprováděla, ale je to námět na možný budoucí výzkum.

Evropské druhy šoupálek jsou si příbuzné, nicméně se nejedná o sesterské druhy, jak ve svém výzkumu uvedl Tietze (2006): š. krátkoprstý je sesterský s *C. americana*, š. dlouhoprstý je sesterský se středoasijským šoupálem *C. hodgsoni*. Je tedy snazší představit si, že tyto sesterské druhy by se mohly splést v identifikaci a mohly by reagovat agresivně i heterospecificky, spíše než evropské nesesterské druhy.

Tietze zveřejnil výsledky výzkumu (2007), který byl uspořádáním experimentu podobný mému. Na Šumavě a v Německu dráždil šoupálky dlouhoprsté (*C. f. macrodactyla*) nahrávkami různých taxonů holarktických šoupálek. Tietze použil indexy sestávající z bodů, které přiřazoval míře agrese. Míra agrese a body, které každému jedinci přiřadil, vypadají následovně:

1) fyzický zájem, tj. přiblížení se nebo nepřiblížení se k nahrávce

a. bez přiblížení = 0 bodů

b. přiblížení se na \square 10 m = 1 bod

c. přiblížení se na 1 – 10 m = 2 body

2) zpěv

a. bez zpěvu = 0 bodů

b. 1 – 10 zazpívání = 1 bod

c. □ 10 zazpívání = 2 body

3) vzrušené volání

a. bez volání = 0 bodů

b. 1 a více volání = 2 body

Celkově mohl tedy testovaný jedinec dosáhnout maximálního skóre 6 bodů. Nicméně Tím se jeho postup při analýze dat liší od toho mého. Já jsem použila surová data (čas strávený v té které vzdálenosti od atrapy (s), počet přemístění se, počet zpěvů a počet vzrušených volání), nicméně sledované parametry byly obdobné.

Tietze prokázal signifikantní reakci š. dlouhoprstého na kontrolu (tedy na konsubspecifickou nahrávku), která byla intenzivnější než na ostatní stimuly. Neočekávaně projevil š. dlouhoprstý zájem i o ostatní nahrávky a to nejen o nahrávky blízké příbuzného *C. hodgsoni*, ale i na nahrávky méně příbuzných druhů (*C. americana albescens* a *C. brachydactyla*). Tietze si to vysvětluje tím, že některé části zpěvu *C. a. albescens* a *C. brachydactyla* mohou obsahovat prvky, které vedou š. dlouhoprstého k teritoriálnímu chování. Nicméně, jediná výrazně silná reakce (srovnatelná s reakcí na kontrolu) byla u testovaných jedinců při přehrání hlasu *C. f. tianschanica*. Tietze tuto reakci vysvětluje opět tím, že zpěv *C. f. tianschanica* obsahuje části, které š. dlouhoprstého dráždí. Celkově je zpěv *C. f. tianschanica* velmi podobný zpěvu *C. f. macrodactyla*, pouze je celkově delší.

Dále Tietze použil dvě nahrávky druhů příbuzných š. krátkoprstému, a to *C. americana albescens* a *C. brachydactyla mauritanica*. Jeho reakce na tyto dvě nahrávky byly sice ve většině případů slabší než konsubspecifická kontrola, ale předčily míru agrese na dva poddruhy š. dlouhoprstého (*C. f. corsa* a *C. f. bianchii*). Lze to vysvětlit opět podobnostmi zpěvů. Zpěv *C. f. corsa* i *C. f. bianchii* se od středoevropského š. dlouhoprstého nápadně liší (Martens 1988), naopak ve zpěvu *C. b. mauritanica* můžeme nalézt prvky podobné (Martens 1988). Tietze netestoval reakci na nahrávku zpěvu středoevropského š. krátkoprstého, a ten se od použitých nahrávek zpěvu *C. a. albescens* a *C. b. mauritanica* také nápadně liší. Nelze tedy z těchto experimentů udělat žádný závěr o mezidruhové agresi šoupálek v místě sympatrického výskytu ve střední Evropě.

Naopak podobné srovnání nabízí výsledky studie Gila (1997), který testoval reakci š. krátkoprstého v alopatrii a sympatrii ve Španělsku. Šoupálek krátkoprstý v jeho studii reagoval v podmínkách sympatrie na š. dlouhoprstého silněji než v podmínkách alopatrie.

Nicméně i tak byla reakce š. krátkoprstého na š. dlouhoprstého mnohem slabší než reakce š. krátkoprstého na š. krátkoprstého. Gil sledoval následující proměnné: 1. počet zpěvů, 2. počet varovných volání, 3. počet vzrušených volání, 4. počet agresivních volání, 5. čas strávený do vzdálenosti 10 m od nahrávky a 6. počet přemístění se v té samé vzdálenosti. Podobné proměnné jsem v mém experimentu sledovala i já. Měřeným parametrem byly hodnoty, kterých testovaní ptáci dosáhli v jednotlivých experimentech na prvních dvou osách ordinační mnohorozměrné analýzy. Ta byla vytvořena na základě hodnot všech sledovaných parametrů během prezentace stimulu (3 minuty) a také po jeho skončení (3 minuty). Lze tedy usoudit, že měřená míra agrese do značné míry odpovídá mnou měřeným parametrům. Reakce š. krátkoprstého na š. krátkoprstého v práci Gila byla tedy mnohem silnější než reakce š. krátkoprstého na š. dlouhoprstého (i v sympatrii), což je v rozporu s mými výsledky, kde byly tyto reakce v mnoha ohledech shodné. Lze z toho usoudit, že š. krátkoprstý v podmínkách středomoří, kde má poměrně širokou niku (Harrap & Quinn 1996), zaujímá roli š. dlouhoprstého u nás, zatímco š. dlouhoprstý ve středomoří má niku úzkou (horský jehličnatý les – Harrap & Quinn 1996) a jeho přítomnost v blízkosti š. krátkoprstého u něho tedy nevyvolává tak silnou reakci, protože ho reálně neomezuje ve využití zdrojů v teritoriu. Tlak na vytvoření mezidruhové agrese, tedy není nijak silný.

Z výsledků Gila a mé studie lze tedy vyvodit, že míra agrese mezi dvěma druhy, může silně záviset na kontextu, v němž se konkrétní populace společně vyskytují. Různé šířky nik obou populací, ale i nabídka habitatů mohou silně ovlivnit míru konkurence a tedy i agrese. Zároveň je pravděpodobné, že tato agrese je často asymetrická, a druh se širší ekologickou nikou není tlačěn k intenzivní mezidruhové agresi, neboť jeho využití biotopů se může posunout a ustoupit druhému druhu. Podobné závěry vyvozuje ze své studie o habitatech slavíků (rod *Luscinia*) Sorjonen (1986). Zjistil, že slavík obecný se širší nikou je ochotný tolerovat ve svém teritoriu s. tmavého, zatímco naopak to neplatí.

5. Závěry

- Šoupálek dlouhoprstý je agresivní pouze konspecificky. Proti š. krátkoprstému vykazuje minimální agresi srovnatelnou s kontrolními stimuly.
- Šoupálek krátkoprstý je celkově méně agresivní než š. dlouhoprstý, a to i konspecificky.
- Š. krátkoprstý projevuje do značné míry stejnou míru agrese při reakci na kon- i heterospecifický stimul.
- Je pravděpodobné, že š. dlouhoprstý je ochotnější tolerovat přítomnost druhého druhu ve svém teritoriu spíše než š. krátkoprstý díky své širší ekologické nise.
- Nižší celková agrese š. krátkoprstého může umožnit překryv teritorií obou druhů, nicméně častěji se zřejmě jejich teritoria překrývají nebudou.

6. Literatura

Alatalo R. V. 1982: Evidence for interspecific competition among European tits *Parus* spp.: a review.

Anon. 1993: European News. Brit. Birds **86**: 36 – 47.

Avise, J. C. 1998: Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. Proc. Biol. Sci. **265**(1395): 457 – 463.

Baker, M. C. 1985: The Biology of Bird-Song Dialects. Behavioral and Brain Sciences **8** (1): 85 – 100.

Begon, M. 1997: Ekologie – jedinci, populace a společenstva. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc 1997.

Bermingham, E. 1992: Vicariance biogeography in the Pleistocene and speciation in North American wood warblers: A test of Mengel's model. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 89, pp. 6624-6628.

Brown, J. 1969: Territorial behavior and population regulation in birds: a review and re-evaluation. Wilson Bull. **81**: 293 – 329.

Bruun, B. 1986: birds of Britain and Europe. Twickenham: Country life.

Burdová, Z. 2004: Vnitrodruhová a mezidruhová agresivita pěnice hnědokřídle (*Sylvia communis*) a pěnice slavíkové (*Sylvia borin*). Bakalářská práce. Biologická fakulta Jihočeská univerzita, České Budějovice. 24.

Case, T. J. 1974: Interference competition and niche Tudory. PNAS vol.71, no. **8**: 3073 – 3077.

Catchpole, C. K. 1978: Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by playback experiments in areas of sympatry and allopatry. Anim. Behav. **26**: 1072 – 1080.

Cody, M. L. 1978: Habitat selection and interspecific territoriality among the Sylviid warblers of England and Sweden. Ecological Monographs **1978**: 351 – 396.

- Daunicht, W. D. 1991: Unterscheidungsmerkmale im Großgefieder von Wald- *Certhia familiaris* und Gartenbaumläufer *Certhia brachydactyla*. *Limicola*, **5**: 49-64.
- Fleming, R. L. 1984: *Birds of Nepal*. 3rd edn. Kathmandu: Avalok.
- Gil, D. 1997: Increased response of the Short-Toed Treecreeper (*Certhia brachydactyla*) in sympatry to the playback of the song of the Common Treecreeper (*C. familiaris*). *Ethology*, **103**: 632 – 641.
- Harrap & Quinn, S. 1996: *Tits, Nuthatches & Treecreepers*, London.
- Hirschfield, E. 1985: Further comments on treecreeper identification. *British Birds* **78**: 300-302.
- Laurent, J. L. 1987: Utilisation de l'espace par deux espèces jumelles, *Certhia brachydactyla* et *familiaris* en zone de sympatrie. pp. 297-309.
- Leiser, B. 1988: Interspecific Interactions Among european March-nestind Passerines. *Acta XIX. Congr. Interact. Ornithol.*: 2635 – 2644.
- Lovette I. J. 2005: Glacial cycles and the tempo of avian speciation. ELSEVIER. *Trends in ecology and evolution*.
- Martens, J., 1988: Akustische Barrieren beim Waldbaumläufer (*Certhia familiaris*)? *Journal of ornithology* **129** (4): 417 – 432.
- Martens, J. 2002: *Certhia tianquanensis* Li, a treecreeper with relict distribution in Sichuan, China. *Journal für Ornithologie*. Volume 143, Issue 4, pages 440–456.
- Martin, P. R. 2001: Behavioral Interactions Between Coexisting Species: Song Playback Experiments with Wood Warblers. *Ecology* **82**(1): 207 – 218.
- Mead, C. J. 1976: *The Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland*. *British Birds* **69**: 117-131.
- Moller, A. P. 1992: Interspecific Response to Playback of Bird Song. *Ethology* **90**: 315 – 320.

- Murray, B. G. 1971: The ecological consequences of interspecific territorial behaviour in birds. *Ecology* **52**: 414 – 423.
- Nour, N. 1997: Does the dominant nuthatch *Sitta europea* affect the foraging behaviour of the subordinate treecreeper *Certhia brachydactyla* in small forest fragments? *Ardea* **85**: 259 – 268.
- Osiejuk, T. S. 2003: Response to typical, mixed and shortened song versions in Eurasian treecreepers, *Certhia familiaris*. *Biologia. Bratislava*. **58/5**: 985 -989.
- Reed, T. M. 1982: Interspecific Territoriality in the Chaffinch and Great Tit on Islands and the Mainland of Scotland: Playback and Removal Experiments. *Anim. Behav.* **30**: 171 – 181.
- Rohde, K. 1980: Warum sind ökologische Nischen begrenzt? Zwischenartlicher Antagonismus oder innerartlicher Zusammenhalt? *Naturwissenschaftliche Rundschau*, **33**: 98-102.
- Scott, K. 1995: Interspecific aggression and habitat selection by Amazonian birds. *Journal of Animal Ecology*. **64**: 1 – 11.
- Sherry, T. W. 1979: Competitive Interactions and Adaptive Strategies of American Redstarts and Least Flycatchers in a Northern Hardwoods Forest. *The Auk* **96**: 265 – 283.
- Simmons, K. E. L. 1951: Interspecific territorialism. *Ibis* **93**: 407 – 413.
- Slater, P. J. B. 1990: Responses of the two chaffinch species on Tenerife (*Fringilla tyedeia* and *F. coelebs tintilion*) to playback of the song their own and other species. *Behaviour*, **115**: 143 – 152.
- Sorjonen, J. 1987: Interspecific territoriality in *Luscinia*: an example of interspecific competition for space. *Ornis Scandinavica* **18**(1): 65.
- Šťastný K., Hudec, K. 2006: Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice. Aventinum. Praha.
- Thieckle, G. 1962: Versuche mit Klangattrappen zur Klärung der Verwandtschaft der Baumläufer *Certhia familiaris* L., *C. brachydactyla* Brehm und *C. americana* Bonaparte. *Journal für Ornithologie*. **103**: 266–271.

- Thieckle, G. 1972: Waldbaumläufer(*Certhia familiaris*) ahmen artfremdes Signal nach und reagieren darauf. Journal für Ornithologie. Pp: 287 – 296.
- Thieckle, G. 1985: Experiments on the origin of dialects in the short-toed treecreeper (*Certhia brachydactyla*). Nebav. Exil. Sociobiol. Germany **16**: 195 – 201.
- Thielcke, G. 1986: Waldbaumläufer (*Certhia familiaris*) singen bei Sympatrie mit dem Gartenbaumläufer (*C. brachydactyla*) nicht kontrastreicher. Journal für Ornithologie **127**: 43–49.
- Tietze, D. T. 2006: Molecular phylogeny of treecreepers (*Certhia*) detects hidden diversity. Ibis **148**: 477 – 488.
- Tietze, D. T. 2007: Differentiation processes in treecreepers (Aves: *Certhia*): phylogeny, vocalisations, morphometrics. Disertační práce. Der Johannes Gutenberg-Universität. Mainz.
- Vaurie, C. 1957: Systematic Notes on Palearctic Birds. No. 30 The Certiidae. American Museum of Natural History **1855**: 14 pp.
- Vik, L. 2006: Vnitrodruhová a mezidruhová agresivita pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) a pěnice pokřovní (*Sylvia curruca*). Biologická fakulta Jihočeská univerzita, České budějovice. **35**.
- Wiens, J. A. 1989: The ecology of bird communities. Cambridge university press, Cambridge, UK, 539 pp.

7. Přílohy

7. 1. Studované druhy



Příloha 1: Šoupálek dlouhoprstý (*Certhia familiaris*, Linnaeus, 1758), foto: Kevin B. Agar.



Příloha 2: Šoupálek krátkoprstý (*Certhia brachydactyla*, Brehm, 1820), foto: Klaus Sanwald.

7. 2. Rozšíření

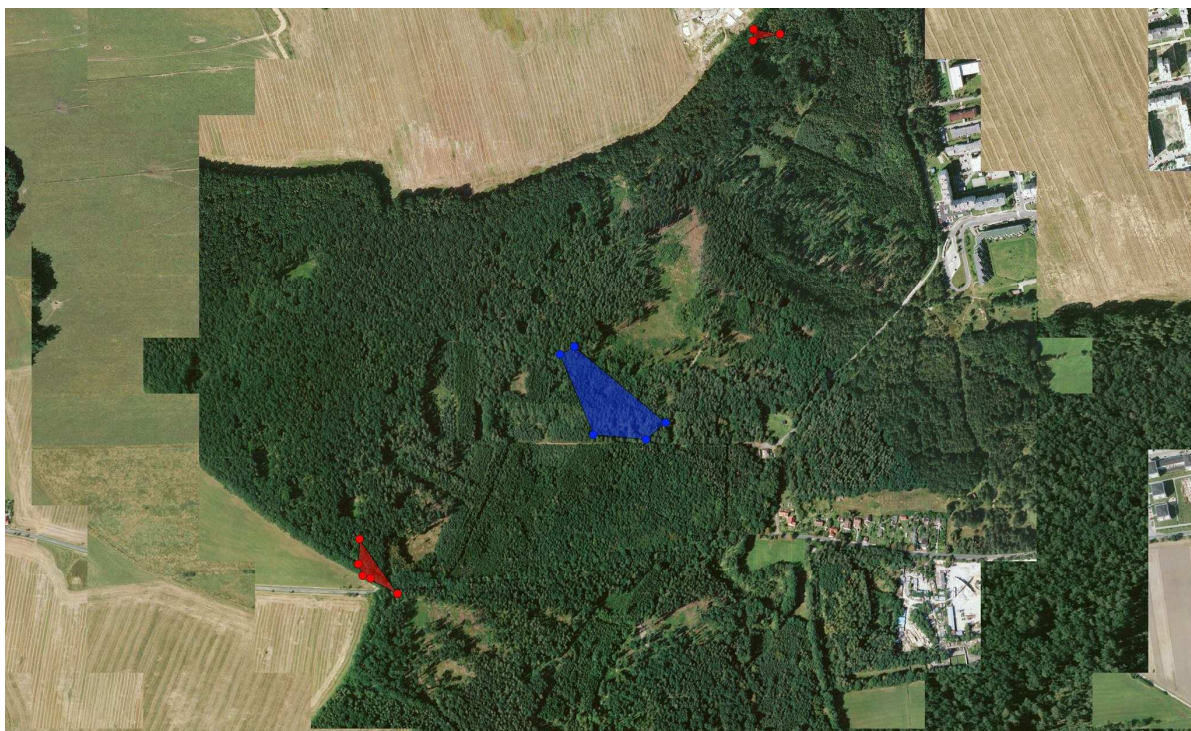


Příloha 3: Rozšíření šoupálka dlouhoprstého (zdroj iucnredlist.org).



Příloha 4: Rozšíření šoupálka krátkoprstého (zdroj iucnredlist.org).

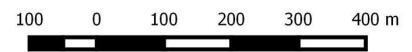
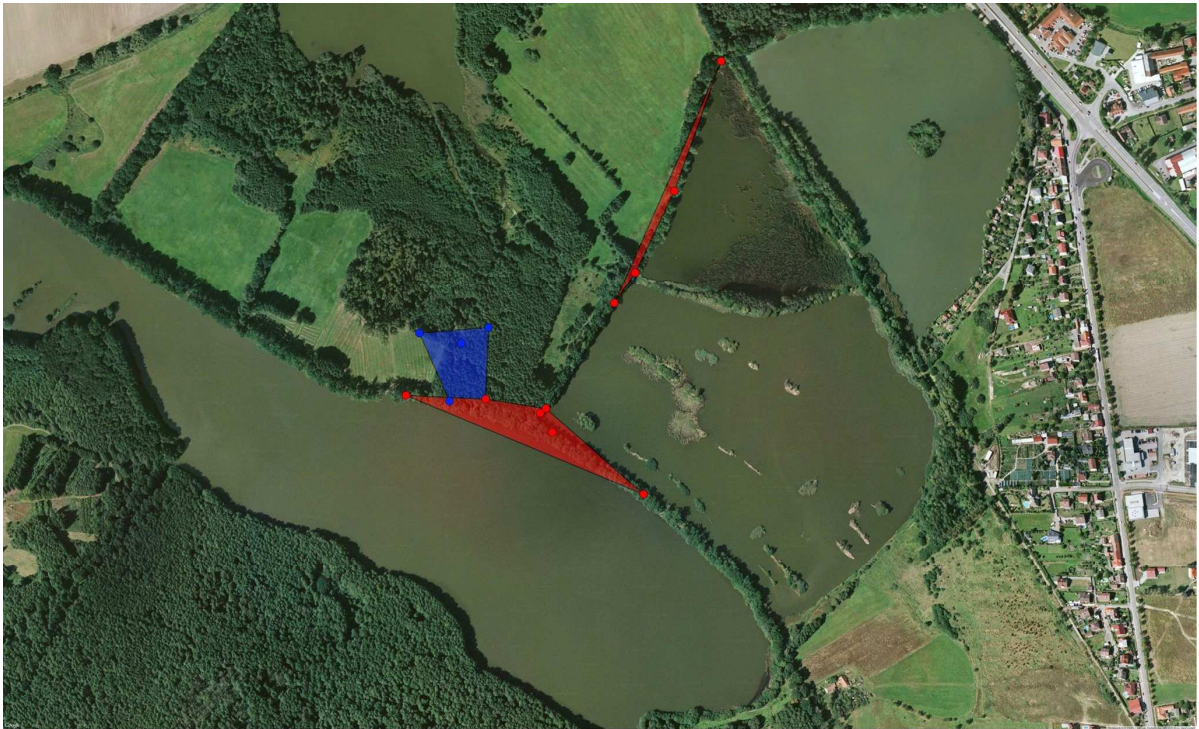
7. 3. Teritoria



Příloha 5: Teritoria š. krátkoprstého (červeně) a š. dlouhoprstého (modře) v Boru v roce 2013.

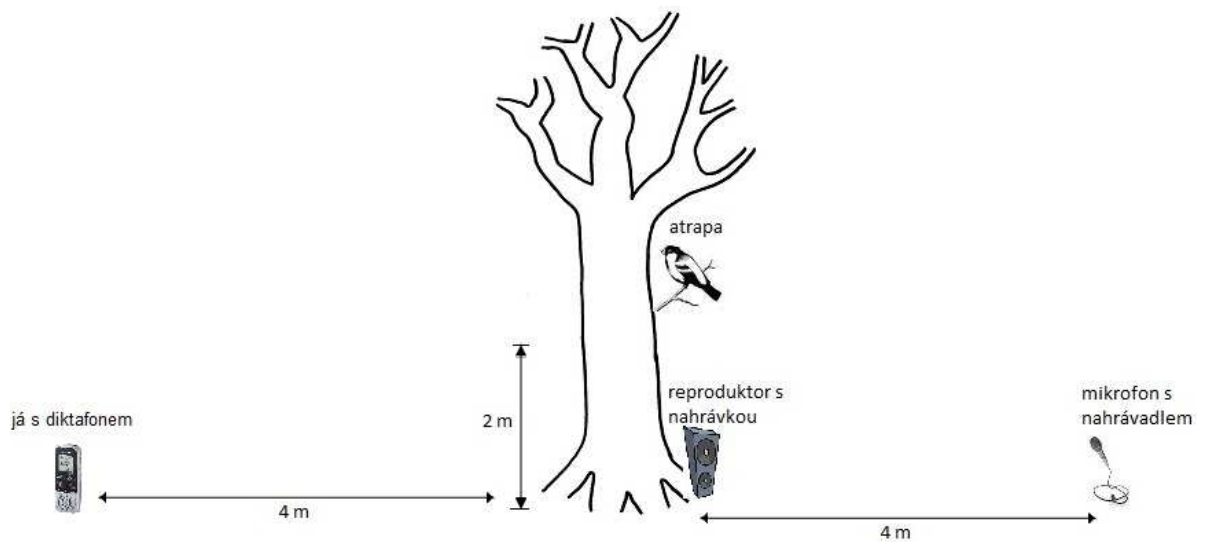


Příloha 6: Teritoria š. dlouhoprstého (modře) v Boru v roce 2014.



Příloha 7: Teritoria š. krátkoprstého (červeně) a š. dlouhoprstého (modře) na Vrbenských rybnících v roce 2014.

7. 4. Uspořádání experimentu



Příloha 8: Uspořádání experimentu.